сегмента покрыт выступами кутикулы, образующими сетчатый рисунок; а у *Phalera* и *Urocampa* задний край среднеспинки в выемках.

Представляет интерес также то, что куколки родов *Rabtala, Phalera, Cerura, Furcula, Urocampa* (принадлежащие к разным жизненным формам) характеризуются стабильным морфологическим признаком, отсутствующим у других родов. Поверхность головы у них имеет четко выраженный медиальный гребень.

Род *Dicranura* R.L. (*D. ulmi* (Schiff.) по ряду морфологических признаков стоит особняком от остальных родов. Здесь просматриваются бедра передних ног; хоботок достигает вершин крышек передних крыльев.

Долинская И. В. Морфологические признаки куколок некоторых видов хохлаток // Вестн. зоологии.— 1984.— С. 54—60.
Kiriakoff S. G. Lepidoptera. Familia Notodontidae. Ps. 2. Genera Palaearctica / P. Wytsman. Genera Insectorum.— Anvers : Mercurius.— 1967.— 235 p., 136 fig., 8 pl.
Watson A., Fletcher D. S., Nye I. W. B. The generic names of moths of the World.— London : Trustees of the British Museum (Natural History).— 1980.— 14+228 p. 12 fig. (frontispiece).

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 03.04.84

УДК 595.422 : 591.48 : 591.69

И. А. Акимов, Г. Хенель, И. А. Романовский, А. В. Ястребцов

НЕРВНАЯ СИСТЕМА КЛЕЩА VARROA JACOBSONI (PARASITIFORMES, VARROIDAE) — ПАРАЗИТА МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

II. НЕЙРОСЕКРЕТОРНЫЕ ЦЕНТРЫ СИНГАНГЛИЯ

В настоящее время известна лишь одна работа, посвященная изучению нейросекреторной системы гамазовых клещей (Severino et al., 1984). Ранее при изучении нервной системы гамазид (Winkler, 1888, Steding, 1923, Neuman, 1941, Белозеров, 1957, Coons, Axtell, 1971) клетки, связанные с нейросекрецией, не были описаны. Некоторое исключение составляет работа Якемана (Jakeman, 1961), который указывал для «мозга» *Echinolaelaps echidninus* клетки неизвестной природы, являющиеся, очевидно, нейросекреторными. В то же время изучение расположения нейросекреторных центров и динамики накопления в них нейросекрета имеет, как показано на примере таежного клеща (Панфилова, 1980а, б), большое значение при исследовании различных сторон жизнедеятельности паразита. Клещ *V. jacobsoni* в этом отношении остается совершенно не изученным.

Методика. Методика исследования общей топографии элементов синганглия описана ранее (Акимов и др., 1985). Для выявления нейросекреторной активности производили дифференциальную окраску паральдегидфуксином (ПАФ) и альциановым синим (Виктория-голубой), при которой нейросекреторные клетки окрашивались в зависимости от типа секреции в темно-фиолетовый или синий цвет (Ромейс, 1954).

Нейросекреторные клетки. Среди массы нейронов синганглия часть клеток кортикального слоя выделяется большими размерами своих прокарионов и дает специфическую окраску на нейросекрет. Такие клетки обнаружены во всех ганглиях синганглия (рис. 1). Наиболее заметны секреторные клетки, в протоцеребруме (рис. 4)* образую-

* Рис. 4 см. 3-ю стр. обложки:
верхний ряд слева — передняя часть самки на тотальном препарате (окраска Виктория-голубой, ×63), стрелками отмечены дорсальные нейросекреторные клетки протоцеребрального ганглия; справа — латеросегментарный орган на IV педальном нерве (окраска по Массону, ×160); нижний ряд слева — фронтальный срез через идиосому (окраска по Массону, ×63), ретроцеребральный комплекс отмечен стрелкой, хорошо заметны элементы репродуктивной системы: яичник, лировидный орган, семяприемник с протоками; справа — клетки ретроцеребрального комплекса, окружающие просвет пищевода (нейросекрет окрашен в красные тона, ×190).

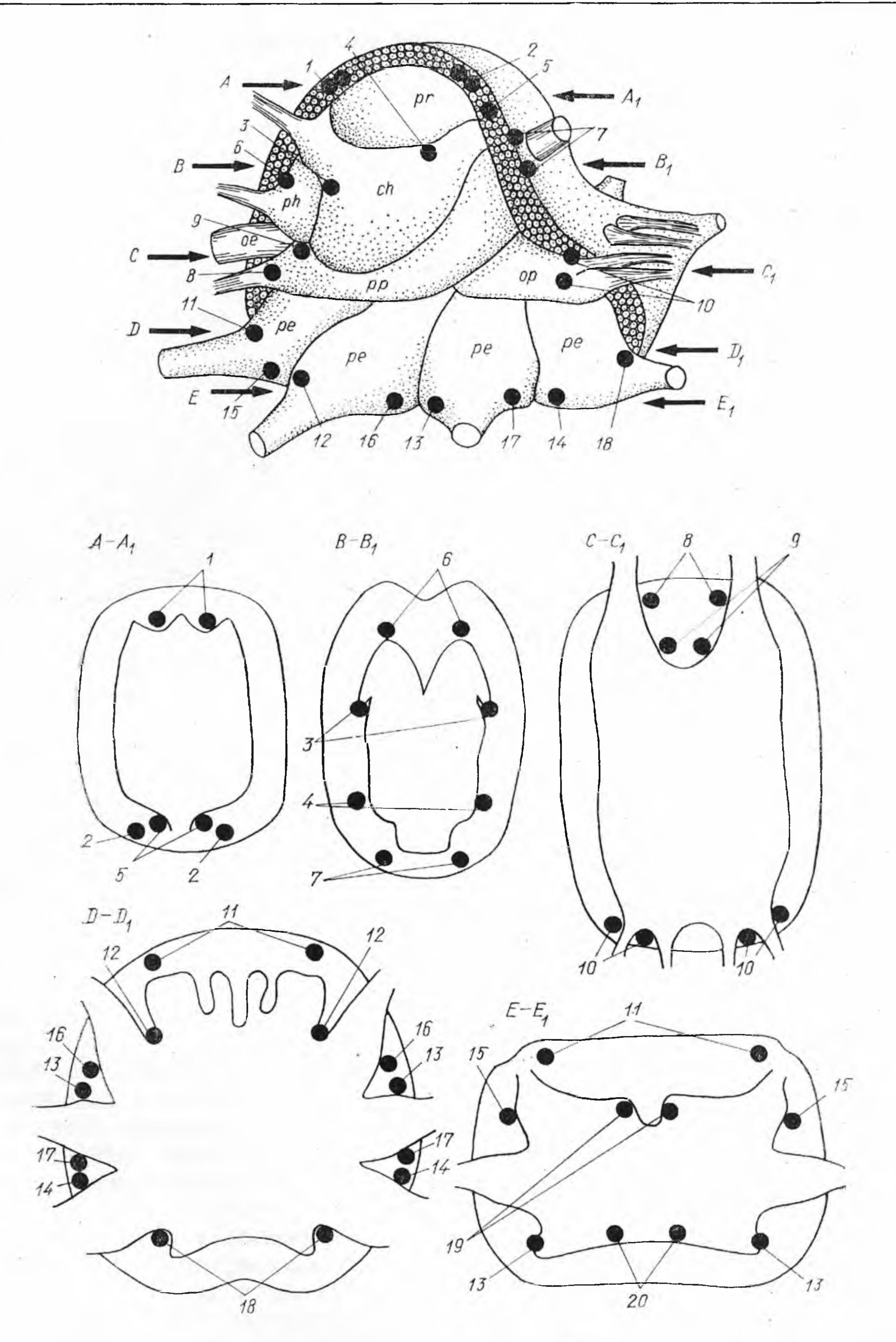


Рис. 1. Схема строения синганглия самки клеща *V. jacobsoni* и расположение нейросекреторных клеток по сечениям:

ch — хелицеральный ганглий; *oe* — пищевод; *op* — опистосомальный ганглий; *pe* — педальный ганглий; *ph* — фарингеальный ганглий; *pp* — педипальпарный ганглий; *pr* — протоцеребрум. Цифровые обозначения см. в тексте.

щие две группы. Одна из них расположена на дорсальной поверхности протоцеребрума и состоит из четырех пар клеток, другая — на антериальной поверхности из трех пар клеток. В дорсальной группе выделяется пара крупных клеток, дифференциально окрашивающихся альциановым синим и паральдегидфуксином. Всего в синганглии яйцекладущих самок насчитывается 20 групп нейросекреторных клеток:

1 — антериальная поверхность протоцеребрального ганглия; 2 — дорсальная поверхность протоцеребрального ганглия; 3 — антеро-латеральная поверхность хелицерального ганглия; 4 — латеральная поверхность хелицерального ганглия; 5 — постеро-латеральная поверхность хелицерального ганглия; 6 — антеро-дорсальная поверхность фарингиального ганглия; 7 — постэзофагеальная поверхность педипальпального ганглия; 8 — латеральная поверхность педипальпального ганглия; 9 —

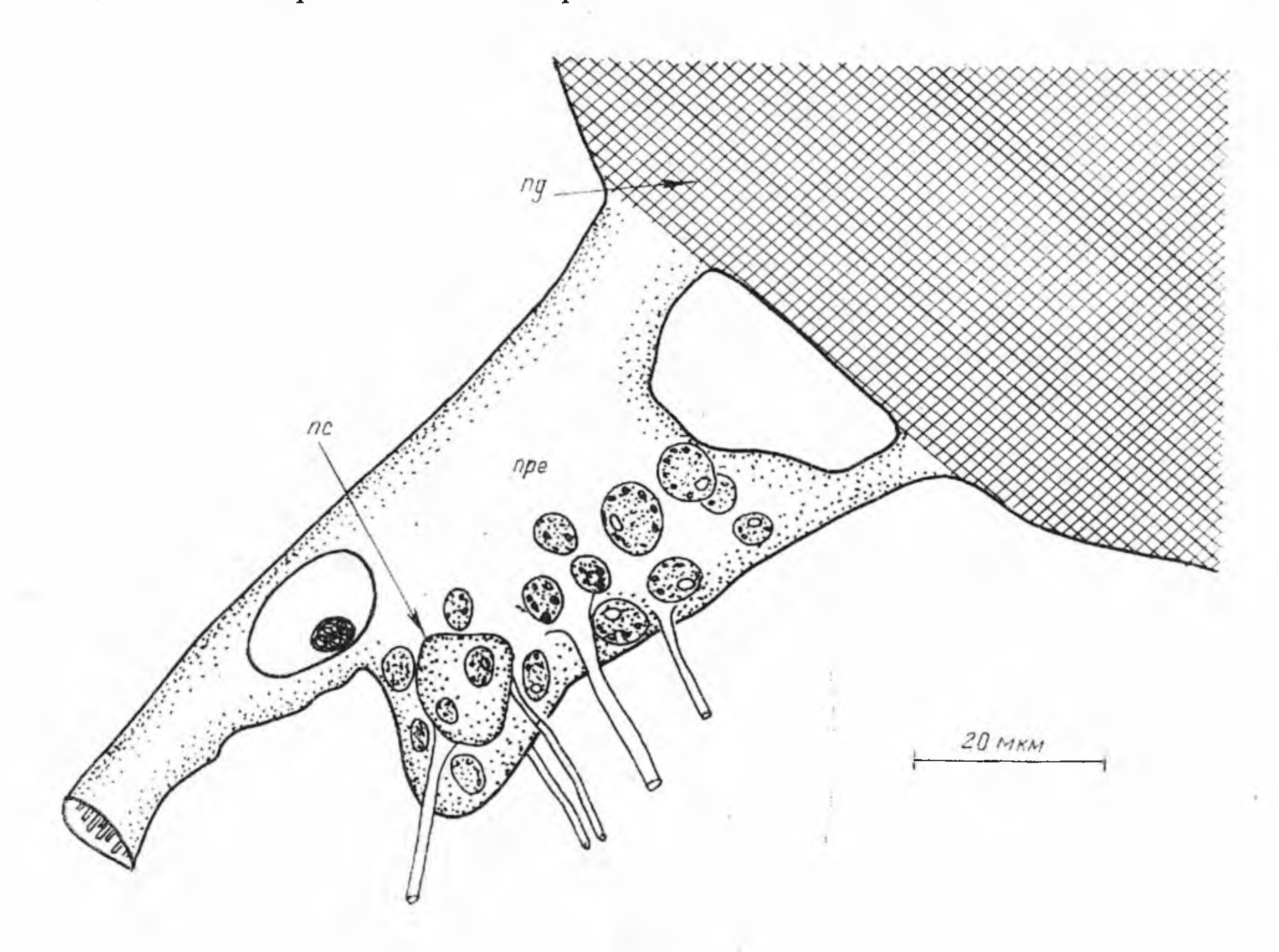


Рис. 2. Схема строения латеросегментарного органа самки:
пс — нейросекреторная клетка; *пре* — нерв IV пары конечностей, *ng* — синганглий.

преэзофагеальная поверхность педипальпального ганглия; 10 — каудальная поверхность опистосомального ганглия; 11—14 — антериальная поверхность педальных ганглиев; 15—18 — постериальная поверхность педальных ганглиев; 19 — вентро-аксиальная поверхность I педального ганглия; 20 — вентро-аксиальная поверхность III педального ганглия.

Основная масса их окрашивается специфическими красителями в темно-фиолетовый цвет, но ряд групп дает синее окрашивание и, по-видимому, принадлежит к другому типу нейросекреторных клеток. В синганглии самца нейросекреторных клеток значительно меньше. До настоящего времени обнаружены четыре пары нейросекреторных клеточных групп: две протоцеребральных, опистосомальная и педальная. Кроме того, следует отметить, что у части самцов вообще не были обнаружены нейросекреторные центры. Вероятно, возможность обнаружения нейросекреторных центров самцов связана с их физиологическим состоянием и, в первую очередь, с репродуктивной активностью.

Латеральные сегментарные органы. В основании нервов IV пары педальных ганглиев обнаружена структура, напоминающая по строению латеральные органы иксодовых клещей (рис. 2, 4). У последних они расположены в основании педальных нервов I и II педальных ганглиев и выполняют, как полагают, функцию накопления предшественников гормонов — ювенильного и линочного (Binnington, 1981). У *Varroa jacobsoni* в каждом из этих двух органов имеются по две клетки, окраска которых альциановым синим указывает на наличие в них нейросекрета. По общей морфологии этот орган у *V. jacobsoni* сходен

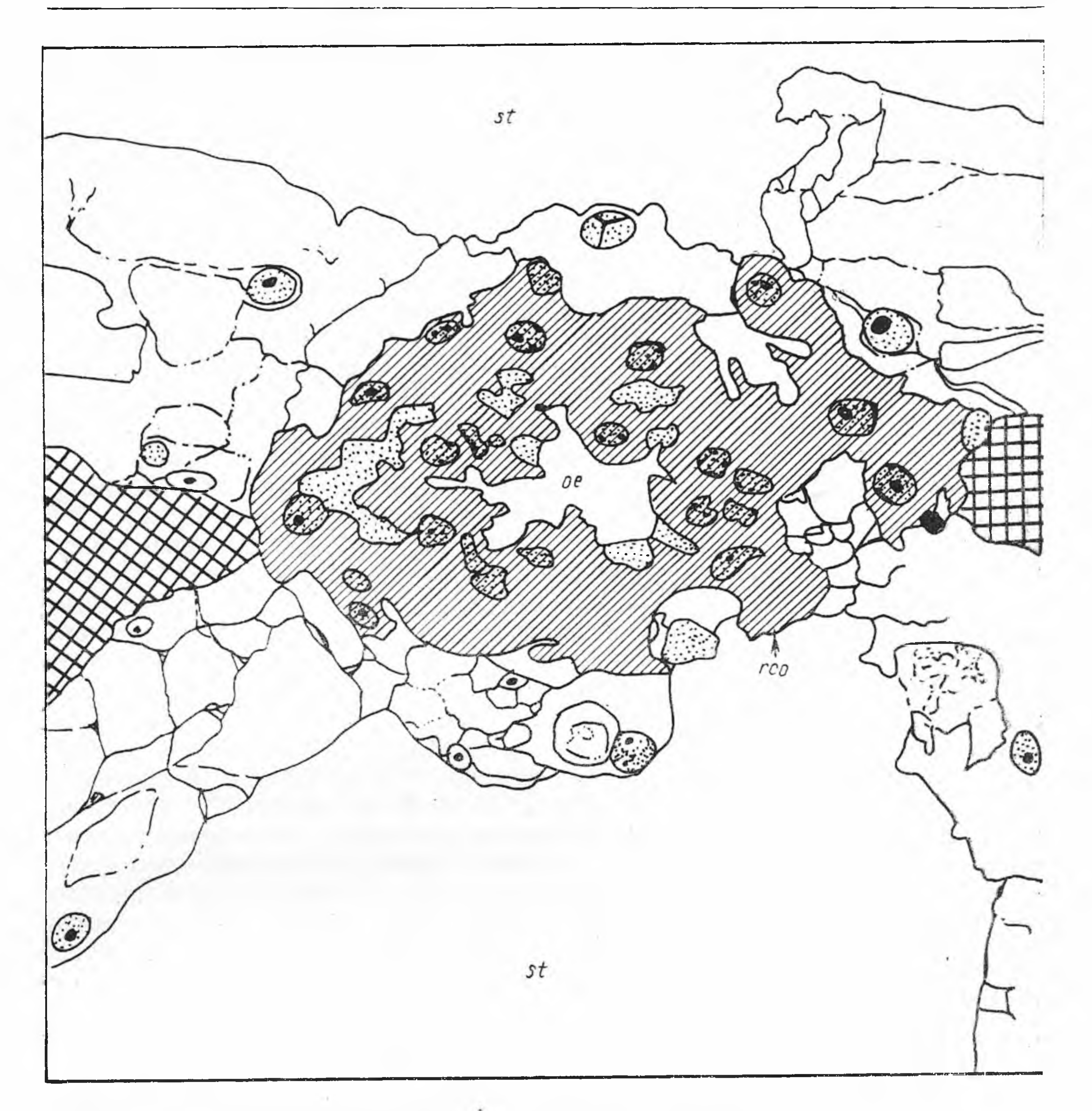


Рис. 3. Схема строения ретроцеребрального комплекса самки:
oe — пищевод; *rco* — ретроцеребральный комплекс; *st* — средняя кишка.

с нейрогемальным органом, описанным у *Echinolaelaps echidninus* (Jakeman, 1961).

Ретроцеребральный комплекс. Непосредственно позади синганглия, в месте вхождения глотки в центральную часть средней кишки, у обоих полов расположена группа клеток, дающих специфическую окраску на нейросекрет (рис. 3, 4). Клетки этого органа были названы ретроцеребральным комплексом (РЦО). Этот комплекс условно можно разделить на дорсальную и латеральную доли, ультраструктура которых различна. РЦО соединяется с элементами нейросекреторной системы синганглия и, очевидно, его можно сравнить с подобной структурой у иксодид (Solomon et al., 1983). При изучении РЦО у самок, находящихся на различных этапах жизненного цикла, было выявлено, что нейросекрет обнаруживается только у особей, приступивших к откладке яиц. У самок, не откладывающих яйца, нейросекрет в РЦО не обнаружен.

На полутонких срезах видно, что от этого органа отходит тонкостенная трубка, идущая вниз параллельно пищеводу и исчезающая между дивертикулами кишечника. Благодаря своему эктодермальному

происхождению пищевод легко дифференцируется от такой трубки. По положению эта трубка сходна с «сердечным сосудом», описанным Винклером (Winkler, 1886).

Обсуждение. Несмотря на то, что специфические нейросекреторные клетки хорошо заметны в синганглии при окраске даже обзорными красителями, большинство авторов, исследовавших синганглий у различных видов гамазовых клещей, их не описывали (Winkler, 1888, Steding, 1923, Neuman, 1941, Белозеров, 1957). Возможно, что это результат более мощного развития нейросекреторной, а, возможно, и всей эндокринной системы (латеросегментарного органа, ретроцеребрального комплекса) у такого специфического паразита как *V. jacobsoni* в связи с циклическим его развитием и необходимостью синхронизации развития клеща с изменениями, происходящими в пчелиной семье.

Сравнение морфологии синганглия и центров нейросекреции изучаемого вида с аналогичными образованиями у клеща *Dermanyssus gallinae* (Severino et al., 1984) и иксодовых клещей (Иоффе, 1963, Binnington, Tatchell, 1973, Obenchain, 1974, Binnington, 1981, Pound, Oliver, 1982 и др.) показывает их значительное сходство. Отличия связаны, в первую очередь, с изменением кривизны продольной оси синганглия и более сложной структурой надглоточного отдела у иксодид. Предварительные данные по динамике нейросекреторных циклов клеща *V. jacobsoni* также указывают на сходство между этими группами, что, возможно, отражает связь их с хозяевами, которая у иксодид принимает более четкую форму гонотрофических циклов (Панфилова, 1980, а, б). Половой диморфизм в строении нейросекреторной системы связан со значительной редукцией многих функций у эфемерных самцов. Обнаруженные нами нейросекреторные центры самцов связаны, по всей видимости, с функцией репродукции. Характерно, что у прокопулировавших самцов нейросекреторная активность в этих центрах не была выявлена. Ретроцеребральный орган у клеща *V. jacobsoni* по структуре сходен с аналогичным органом у сенокосцев (Juberthie, Juberthie-Jupeau, 1974). Можно предположить, что функционально они также аналогичны. Известно, что сразу после выхода протонимфы из яйцевой оболочки она начинает питаться на куколке пчелы и, развиваясь синхронно с ней, превращается в дейтонимфу, а затем во взрослую особь. Ранее была показана связь питания с процессами оогенеза и сперматогенеза (Акимов, Ястребцов, 1984, 1985). Вероятно, в связи с этим должен существовать какой-то эндокринный механизм синхронизации и регуляции различных сторон развития, особенно процессов оогенеза и сперматогенеза внутри пчелиной ячейки. Для уточнения гормональной взаимосвязи между пчелой и паразитом и выявления функции РЦО необходимы дальнейшие экспериментальные исследования, первые шаги в этом направлении уже сделаны (Haenel, 1983).

The Nervous System of the Mite Varroa jacobsoni (Parasitiformes, Varroidae), a Honey Bee Parasite. 2. Neurosecretory Centres of Synganglion. Akimov I. A., Hänel H., Romanovsky I. A., Yastrebtsov A. V.— Vestn. zool., 1986, No. 2.— Adult females are found to have 20 pairs of neurosecretory centres, males — only 4, which is presumably connected with males' ephemerity. Lateral segmental organs on nerves of IV leg ganglia and retrocerebral organ complex at oesophagus junction with midgut are described. A suggestion is expressed on neuroendocrine nature of these structures, their influence on spermatogenesis and oogenesis, as well as on life cycle synchronization with that of host.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. Репродуктивная система клеща Varroa jacobsoni — паразита медоносной пчелы. I. Репродуктивная система самки и оогенез // Вестн. зоологии.— 1984.— № 6.— С. 61—68 *.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. Репродуктивная система клеща Varroa jacobsoni — паразита медоносной пчелы. II. Репродуктивная система клеща и сперматогенез // Там же.— 1985.— № 2.— С. 63—69.

* Работы, не вошедшие в список, см. «Вестн. зоологии», № 6, 1985, сообщ. 1.

Акимов И. А., Хенель Г., Ястребцов А. В., Романовский И. А. Нервная система клеща Varroa jacobsoni — паразита медоносной пчелы. I. Общая морфология синганглия и его развитие в онтогенезе // Там же.— 1985.— № 6.— С. 45—50.
Иоффе И. Д. Строение мозга Dermacentor pictus Herm. // Зоол. журн.— 1964.— 42, № 10.— С. 1472—1484.
Панфилова И. М. Изменения в нейро-эндокринной системе самок таежного клеща в период питания // Там же.— 1980а.— **59**, № 6.— С. 1851—1859.
Панфилова И. М. Изменения деятельности нейро-эндокринной системы питающихся самок таежного клеща при отсутствии оплодотворения // Там же.— 1980б.— **59**, № 8.— С. 1137—1146.
Ромейс Б. Микроскопическая техника.— М. : Изд-во иностр. лит.— 1954.— 718 с.
Binnington K. S. Ultrastructural evidence for the endocrine nature of the lateral organs of the cattle tick Boophillus micropulus // Tissue and Cell.— 1981.— **13**.— P. 475—490.
Binnington K. S., Tatchell R. J. The nervous system and neurosecretory cell of Boophillus micropulus // Z. wiss. Zool.— 1973.— **185**, N 3/4.— P. 193—206.
Jakeman L. A. R. The internal anatomy of the spine rat mite Echinolaelaps echidninus // J. Parasitol.— 1961.— **47**, N 2.— P. 329—349.
Juberthie C., Juberthie-Jupeau L. Ultrastructure of neurochemical organs (Preganglion plate) of Trogulus nepaeformis (Opiliones, Trogulidae) and release of neurosecretory material // Cell and Tissue Res.— 1974.— **150**.— P. 67—78.
Hänel H. Effect of JH_3 on the reproduction of Varroa jacobsoni // Apidologie.— 1983.— **14**, N 2.— P. 137—142.
Obenchain F. D. Structure and anatomical relationship of the synganglion in the American dog tick Dermacentor variabilis // J. Morphol.— 1974.— **14**.— N 2.— P. 205—224.
Pound J., Oliver J. Singanglion and neurosecretory morphology of female Ornithodoros parkeri // Ibid.— 1982.— **173**, N 2.— P. 159—177.
Saverino G., Oliver J., Pound J. Synganglion and neurosecretory morphology of the chicken mite Dermanyssus gallinae // Ibid.— 1984.— **181**, N 1.— P. 49—68.
Solomon K. R., Mango C. K. A., Obenchain F. D. Endocrine mechanism in tick: effects of insect hormones and their mimics on development and reproduction // Obenghaln, Galun (Hrsg.). Current thems in tropical science.— 1982.— **1**.— P. 399—438.
Winkler W. Heart der Gamasiden // Arb. Zool. Inst. Un. Wien.— 1886.— **5**.— S. 111—118.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
Hoechst AG 6230 Frankfurt Chemotherapic und Institut für Bienenkunde, 6310 Oberursel BRD

Получено 21.02.83

УДК 591.84:598.112

Е. И. Домашевская

ХАРАКТЕРИСТИКА ГИСТОСТРУКТУРЫ ПЕРИОСТА У ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

Данные о развитии и строении трубчатых костей у современных рептилий позволили констатировать, что у рептилий, так же как и у амфибий, длинные трубчатые кости закладываются в виде хрящевых моделей. Первоначально появляется периостальная кость, вслед за которой наступает быстрое резорбирование диафизарного хряща. При этом периостальная кость, образующаяся по окружности диафиза в виде компактного цилиндра, имеет почти такое же строение, как и у амфибий, т. е. состоит из концентрических колец, накладывающихся друг на друга (Румянцев, 1958).

Информации о гистологической структуре периоста у рептилий в специальной литературе практически нет, хотя его большая роль в аппозиционном росте кости не вызывает сомнений.

Чтобы более полно выяснить особенности развития и роста скелета у позвоночных, нами предпринято исследование структуры периоста как основного источника остеогенеза у представителей различных классов, в том числе и у рептилий, отличающихся известной сезонностью роста.

Материал и методы исследования. Объектом для гистологического исследования являлся периост бедренных костей прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.). Этот материал отбирали от наркотизированных животных. Кусочки кости вместе с периостом фиксировали в 10 %-ном нейтральном формалине и после обезвоживания в спиртах возрастающей крепости заливали в парафин. Гистологические срезы (толщиной 5—6 мкм) окрашивали гематоксилин-тионин-эозином, альциановым синим pH=1,5; по Мак-Манусу; по Маллори; отдельные срезы обрабатывали для выявления щелочной фосфатазы по Гомори. Для идентификации глюкозамингликанов и гликогена в периосте контрольные срезы обрабатывали амилазой, тестикулярной гиалуронидазой. Средние пло-